Aus dem Botanischen Institut der Georgischen Akademie der Wissenschaften Tbilissi
und der Abteilung für Pflanzenökologie der Universität Bremen

Zur ökologischen Resistenz von Hochgebirgspflanzen des Zentralkaukasus in Abhängigkeit von der Höhenstufe

Von K. H. KREEB und k. M. G. NACHUZRISCHWILI
unter Mitarbeit von
Dr. R. WEINMANN-KREEB, Dr. H.-J. LÜHMANN, Dr. G. WIETSCHORKE
und T. KURDADZE

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 8. März 1990)

Mit 10 Abbildungen und 4 Tabellen

1. Einleitung

Bei zwei Forschungsaufenthalten im Sommer 1985 und 1986 an der ökologischen Station in Kasbegi wurden im Anschluß an erste Diskussionen hierzu während des Hochgebirgs-Symposiums 1984 in Tbilissi und Kasbegi (KREEB 1988) Untersuchungen zur Frage der ökologischen Resistenz entlang der Gebirgshöhenstufung im Zentralkaukasus durchgeführt. Nach der vorbereitenden Standortauswahl 1985 fanden dann 1986 die experimentellen Arbeiten statt. Als Rahmenkonzept diente die Überlegung, **Resistenzspektren** einzelner typischer Arten erstellen zu können, um den Einfluß verschiedener Höhenlagen u. a. auf die Kombination von **Hitze-** und **Trockenstreß zu charakterisieren.** Beide Belastungen sind in den z. T. trockenen Sommermonaten (s. Klimadiagramm und Klimatogramm in Abb. 1) vor allem für bodennahe Pflanzen relevant. Die **Bestimmung der Trockenresistenz,** ebenfalls wichtig für die Charakterisierung der Arten im Sinne eines Resistenzspektrums, wurde noch zurückgestellt. Ihre Abschätzung könnte ebenfalls in einfachster Weise durch Abtrocknungsversuche (Zeitreihen) unter Raumbedingungen mit visueller Kontrolle der Wiederaufsättigungsmöglichkeit erfolgen und parallel dazu mit Hilfe der **Neutralrot-Vitalfärbung** (s. Methoden 2.4.). Generelle und breitgestreute Informationen zur Ökologie der untersuchten Hochgebirgsstandorte, speziell auch zur Ökophysiologie, finden sich bei NACHUZRISCHWILI (1971, 1974, 1987, 1988), NACHUZRISCHWILI et al. (1980), NACHUZRISCHWILI und GAMZEMLIDZE (1984), bei LARCHER und NACHUZRISCHWILI (1982), LARCHER und CERNUSCA (1985), CERNUSCA und NACHUZRISCHWILI (1983), KÖRNER (1980), KÖRNER und NACHUZRISCHWILI (1987), ABDALADZE (1985), GAMZEMLIDZE (1986), SANADIRADZE (1986), CERNUSCA (1988, 1990) und TAPPEINER et al. (1988/89). Ziel dieser Untersuchungen war es, für einige typische Arten

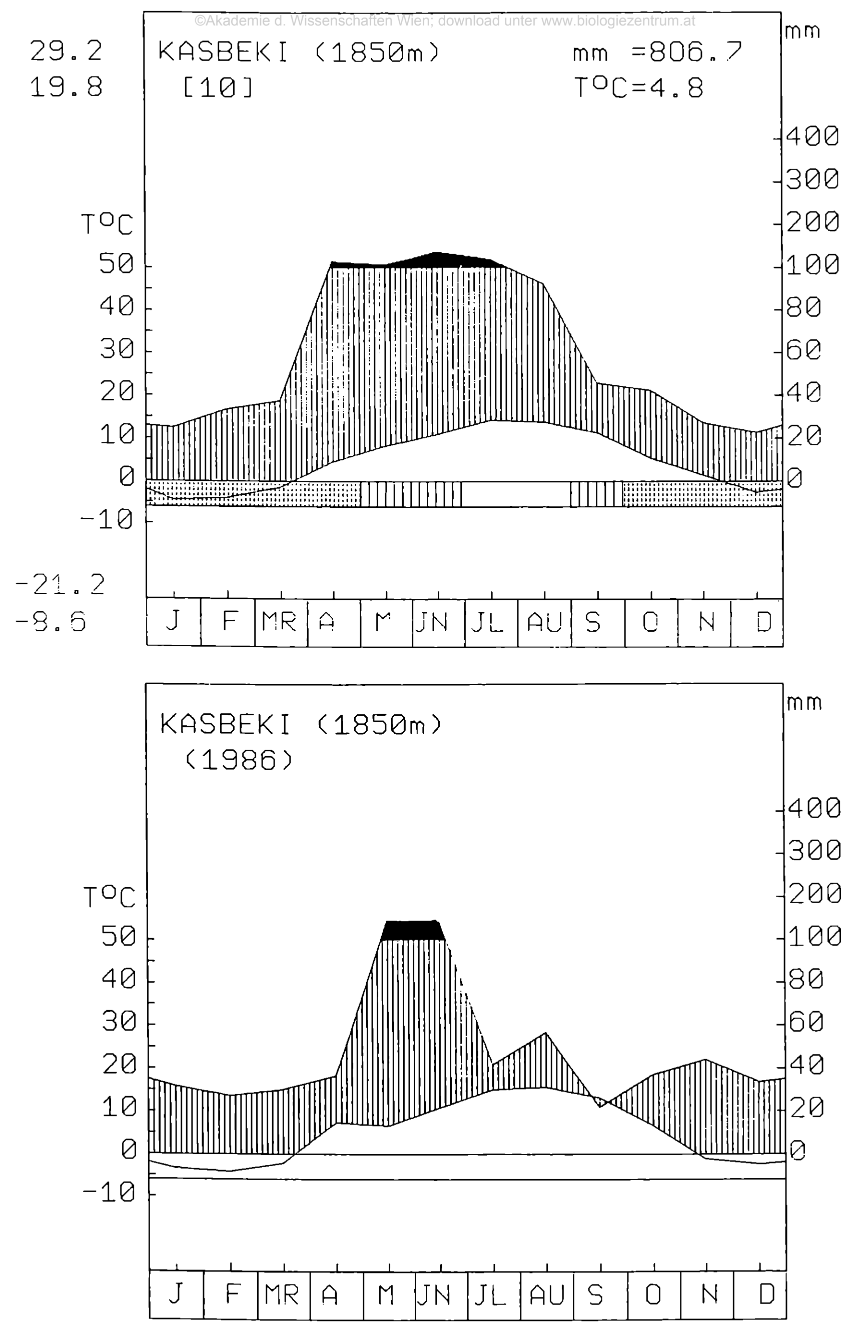


Abb. 1: Klimadiagramm (Typ Walter) von Kasbegi (oben) und Klimatogramm für das Jahr 1986 (unten), gezeichnet mit dem Programm KLDIAGO (SHARP PC 1600, s. KREEB 1990).

und Standorte entlang der **Höhenstufung** (Abb. 2) wichtige **Resistenzparameter** (s. Methoden) zu vergleichen. Solche Fragen sind für die hier vorherrschende Gebirgsweidelandschaft mit z. T. extremen Übernutzungserscheinungen auch von großer praktischer Bedeutung. Erosionsschäden, die es einzudämmen gilt, sind an den steileren Hängen die Regel. Im Rahmen einer engen Kooperation zwischen der Österreichischen Akademie der Wissenschaften und der Georgischen Akademie der Wissenschaften wurden u. a. intensiv bereits Fragen der Energie- und CO_2-Bilanz im Vergleich verschiedener Wiesen- und Weidetypen untersucht (CERNUSCA 1989; zum jahreszeitlichen Verlauf von Hitze- und Kälteresistenz bei vergleichbaren inneralpinen Trockenrasen vgl. LARCHER et al. 1989).

2. Methoden

2.1. Bestimmung des potentiellen osmotischen Druckes des Zellsaftes (π^*)

Hierzu wurden Proben im Gelände nach einheitlichen Gesichtspunkten in verschließbaren 100 ml-Plastikspritzen gesammelt, im Labor für 15 min in einem Wasserbad von 90 °C erhitzt und sofort mittels einer Spezialzange von Hand abgepreßt. Das Verfahren ist bei KREEB (1990) beschrieben, ebenso die für die **Kryoskopie** verwendete stark miniaturisierte, auch geländefähige Mini-Meßbrücke nach KREEB/SIEMER.

2.2. Bestimmung des Refraktometerwertes des Zellsaftes (R)

Auch hierbei wurde gemäß KREEB (1990) verfahren. Der Refraktometerwert entspricht einem **Relativwert,** gemessen mit einem Handzuckerrefraktometer. Die Zuckerskala (% Glukose) dient als relative Hilfsskala. Sofern nur passive Hydraturänderungen, wie es bei kurzfristiger Messung vorausgesetzt werden darf (s. KREEB 1990), erfolgen, ist dieses einfache Verfahren als indirekte Messung der Hydratur des Protoplasmas zulässig und gerade für Messungen auch im Gelände einsetzbar.

2.3. Bestimmung der Hitzeresistenz

Für die Hitzeresistenzabschätzung diente die Wasserbadmethode (KREEB 1990), wobei kleine Kunststoffgefäße (Filmdosen) mit dicker Styroporisolation verwendet wurden. In diese kam zu Beginn eines Versuches Wasser bestimmter Temperatur im Rahmen einer vorgegebenen Temperaturreihe. Die Blattproben wurden ganz eingelegt bzw. bei größeren Blättern nur ausgestanzte Blattscheiben (Schnittränder mit Vaseline abgedichtet). Nach 30 min Einwirkungszeit wurden die Proben wieder entnommen und eine Auswahl sofort mit der **Neutralrot-Vitalfärbemethode** untersucht, zur Sicherheit jedoch auch dann noch einige Tage unter feuchten Bedingungen gehalten und weiter beobachtet,

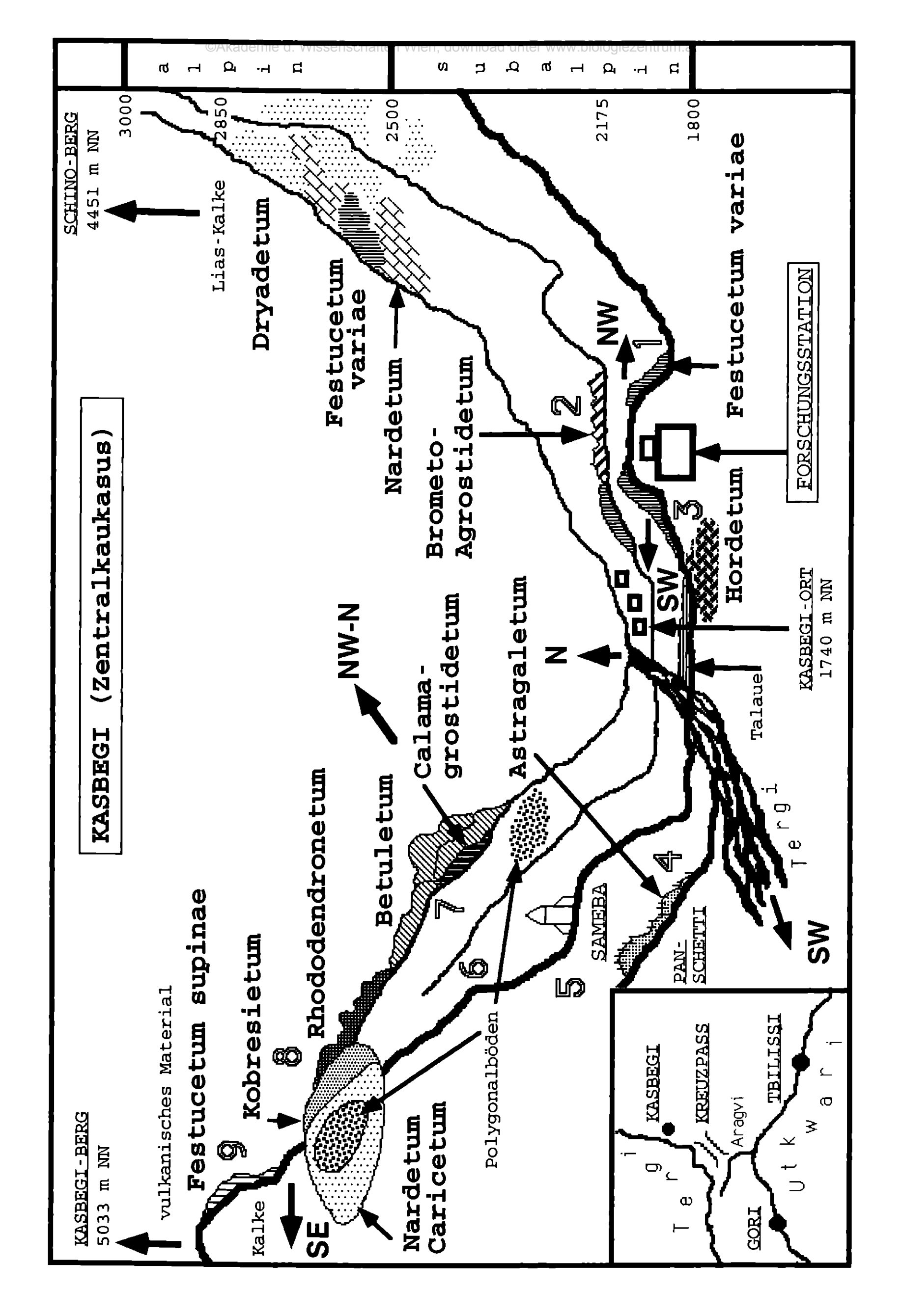


Abb. 2: Schematischer Schnitt durch das Tergi-Tal (Zentralkaukasus) im Bereich des Untersuchungsgebietes nahe der ökologischen Forschungsstation Kasbegi der Georgischen Akademie der Wissenschaften. 1–9 = Untersuchungsorte. Alle weiteren Erklärungen im Diagramm.

um auch **nachfolgende Schädigungen** visuell erfassen zu können. Wenn solche auftraten, waren sie an einer typisch olivgrünen Verfärbung erkennbar, deren Flächenanteil geschätzt wurde. Die während der 30minütigen Expositionszeit erfolgte Temperaturänderung in den Gefäßen wurde notiert und aus der Anfangs- *(AT)* bzw. Endtemperatur *(ET)* die jeweilige **mittlere Belastungstemperatur** *(MT)* berechnet nach

$$MT = (AT - ET) / 2 + ET.$$

Die Temperaturdifferenzen zwischen der Anfangstemperatur des Wasserbades *AT* und der Endtemperatur *ET* steigen gleichmäßig mit zunehmender Anwendungstemperatur. Bei 35 °C ergab sich beispielsweise eine Differenz von 3 °C zwischen *AT* – *ET* und somit eine berechnete *MT* von 33.5 °C; für die Anwendungstemperatur von 60 °C liegen die betreffenden Werte im Extremfall bei 12/54 °C. Für alle Meßreihen wurde computergraphisch (SHARP PC 1500) die Resistenztemperatur als Schnittpunkt aus der 50 % Schaden-Horizontalen und der Kurve „Schädigungswert-Belastungstemperatur“ *(MT)* ermittelt. Zwei Beispiele gibt exemplarisch Abb. 3a/b. Aus 3a ergibt sich, daß eine gute Übereinstimmung zwischen der visuellen Schadensfeststellung und der mikroskopischen Kontrolle über Vitalfärbung besteht. Der Anstieg des visuell beurteilten Schadens ist in anderen Fällen nicht ganz so sprunghaft wie hier bei *Astragalus denudatus.* Abb. 3b zeigt, daß äußerlich überhaupt kein Schaden festzustellen war (Xerophyt mit derben Blättern). Gerade dann ist die Vitalfärbe-Methode hilfreich. Einige Angaben in den Tabellen und Abbildungen im Ergebnisabschnitt beziehen sich unter diesen Umständen speziell auf die über Vitalfärbung gewonnenen Schädigungs-Prozente im Blattgewebe, in jedem Fall kennzeichnen sie jedoch das Stadium von 50 % Schädigung.

2.4. Vitalitätsprüfung mit der Neutralrotvitalfärbemethode (bei 2.3.)

Die Grundlagen der Methode sind von LARCHER (1990) beschrieben. Von im Gelände gesammelten Proben wurden noch am gleichen Tage von den im Wasserbad behandelten Proben typischer Vertreter der untersuchten Pflanzengemeinschaften je 5 **abgezogene Epidermisstücke** bzw. **Flächenschnitte** (Blattoberseite) pro Behandlung angefertigt und diese für 10–15 min in eine 0.01 % Neutralrotlösung eingelegt. Nach 5 min anschließendem Wässern wurde der Prozentsatz angefärbter **Epidermis-Vakuolen** bei unverletzten Epidermiszellen (von der Blattinnenseite aus gesehen) unter dem Mikroskop bestimmt. Die Angaben von 100 % Anfärbung bedeuten 0 % Schädigung. Besondere Probleme bei der Anfärbung und Sichtkontrolle (z. B. Störungen durch ungeeignete pH-Werte des Außen- und Innenmediums, Anfärbung des Protoplasten) traten bei den untersuchten mesophytischen Arten nicht auf. Z. T. wurde parallel eine Plasmolysekontrolle durchgeführt. Alle Angaben beziehen sich auf 50 % Schädigung.

a

Astragalus denudatus

190886 LNr 12

50 %

Hitzeresistenz

visueller Schaden %

Vitalfärbung positiv %

100 %, 80, 60, 40, 20, 0

30, 40, 50, MT [°C], 60

b

Carex meinshauseniana

180886 LNr 4

50 %

Hitzeresistenz

nicht sichtbar

visueller Schaden %

Vitalfärbung positiv %

100 %, 80, 60, 40, 20, 0

30, 40, 50, MT [°C], 60

2.5. EDV-Meßdatenerfassungsanlage

Eine mit Sonnenzellen energetisch gespeiste **geländefähige Meßdatenerfassungsanlage** (EPSON HX 20 Laptop-Computer-System in Verbindung mit Analog-Digital-Wandler, Meßverstärkern und geeigneten Meßbrücken) zur Registrierung von meteorologischen und ökophysiologischen Größen wurde unter den Bedingungen der Hochgebirgsstandorte über 2000 m erfolgreich einem ersten Test unterzogen. Die hierbei gewonnenen Ergebnisse sollen erst im Zusammenhang mit detaillierten Wiederholungsmessungen dargestellt werden.

3. Landschaft, Klima und Vegetation

Die Untersuchungen wurden in der subalpinen und alpinen Stufe des Bezirkes Kasbegi (ca. 1800–2800 m NN, Zentralkaukasus; s. Abb. 2) durchgeführt. Hier befindet sich die ökologische Hochgebirgs-Forschungsstation des Instituts für Botanik der Georgischen Akademie der Wissenschaften. Im folgenden werden Grundlagen zur Situation erläutert.

3.1. Orographie

Der Zentralkaukasus ist der mittlere und zugleich größere Teil des Gebirgssystems des Großen Kaukasus (Kawkassioni). Geomorphologisch gesehen ist er dessen vielgestaltigster Teil. Im Bezirk Kasbegi bilden Schichten des unteren **Jura,** vor allem des Mittel- und Oberlias, die geologische Unterlage, und zwar in Form von Schiefern und Schiefer-Mergel-Sedimenten. Am Aufbau des **kasbegisch-vulkanischen Gebirges** sind nicht nur Laven beteiligt, sondern auch Schiefer, Necraunka-Sedimente des Jura, aus denen ein großes Massiv entstand. Auf diesem als quasi Fundament steht ein mächtiger zweiköpfiger vulkanischer Kegel, dessen höchste Spitze der Kasbegi mit einer Höhe von 5033 m NN ist.

3.2. Klima

Typisch für das **Makroklima** in der subalpinen Stufe im Bereich des Kasbegi (1850 m NN) sind Jahresdurchschnittstemperaturen von

---

Abb. 3: Typischer Verlauf der Hitzeschädigung in Abhängigkeit von der berechneten Mitteltemperatur (MT; s. Formel im Text), gezeigt am Beispiel von *Astragalus denudatus* (a) und *Carex meinshauseniana* (b). Dargestellt ist die visuelle Schadensbemessung (Schätzung der Blattfläche mit sichtbaren Schäden in %) und das Ergebnis der Vitalfärbemethode mit Neutralrot (Abnahme ungeschädigter Zellen in %). Als Hitzeresistenz wird der Schnittpunkt der entsprechenden Kurven mit der horizontalen 50 %-Linie genommen. Alle Hitzeresistenzwerte wurden auf diese Weise grafisch bestimmt. Bei a zeigt sich, daß beide Methoden zu gleichen Ergebnissen führen, bei b, daß visuell kein Schaden feststellbar war (xerophytische Blätter). In solchen Fällen ist die Hitzeresistenzbestimmung nur über indirekte Methoden (hier Vitalfärbung) möglich. LNr = Laufende Nummer der Untersuchung (s. Tabellenprotokoll im Anhang und Tabellen 2 und 3).

4–5 °C; die jährliche durchschnittliche Niederschlagsmenge beträgt 800–900 mm, und es sind im Schnitt 240 schneefreie Tage zu verzeichnen. Die niedrigsten monatlichen **Mitteltemperaturen** von –3 bis –5 °C treten im Dezember und Januar auf, die höchsten von 15 bis 17 °C im Juli und August. Die durchschnittliche monatliche Luftfeuchtigkeit ist hoch; sie liegt um 75 %. Die absolute Minimumtemperatur von –25 bis –28 °C finden wir im Dezember und Januar, die **absolute Maximumtemperatur** von 28 bis 31 °C im Juli und August. In diesen Monaten tritt zusätzlich Südföhn auf.

3.3. Vegetation (Artnahmen nach SACHOKIA und CHUTZISCHWILI 1975)

Die Pflanzenwelt der **subalpinen Stufe** (1800–2500 m NN) kann sich unter verhältnismäßig günstigen klimatischen Bedingungen entwikkeln: hohe Niederschläge, optimale Temperaturen, geringe tägliche Temperaturschwankungen und eine relativ mäßige starke Sonnenstrahlung beeinflussen die physiologischen Prozesse der Pflanzen günstig (NACHUZRISCHWILI 1972, 1974). Besonders im Hoch- und Spätsommer, gibt es Tage, an denen die Temperatur der Luft über 23–25 °C und die Sonnenstrahlung bis 900–950 Wm^{-2} erreicht (GAMZEMLIDZE 1986). Als wesentlicher Belastungsfaktor tritt zu dieser Zeit der trockene oben erwähnte Südföhn auf. Zusammen mit der relativ starken Einstrahlung und relativ hohen Lufttemperaturen bringt dies für die Pflanzen erheblichen **Streß** mit sich (NACHUZRISCHWILI 1971, 1974, ABDALADZE 1985, SANADIRADZE 1986). In dieser Zeit sind z. B. die Wasserleitfähigkeit, das Wasserpotential und der Wassergehalt in den Blättern vermindert; der potentielle osmotische Druck des Zellsaftes ist gleichzeitig erhöht. Als Folge dieser Reaktionskette wird dann auch der CO_2-Gasaustausch beeinflußt. Bei hohen Temperaturen, insbesondere an den Blättern **(Übertemperaturtypen),** und starker Sonneneinstrahlung geht die Nettophotosynthese der Pflanzen sehr oft mittagsüber gegen Null. Es ist dann nur Atmung zu verzeichnen (vgl. zweigipflige Tageskurven).

Die subalpine **Waldvegetation** ist im gesamten Gebiet durch Raubbau und nachfolgend extensive Beweidung weitgehend zurückgedrängt worden. In der subalpinen Zone findet sie sich heute nur an den Nord- und Westhängen, und zwar als **Birken-Krummholz-Vegetation** mit *Betula litwinowii* und *Sorbus caucasigena.* Die meisten Flächen sind besetzt mit Strauch-, Wiesen- und Felsschutt-Vegetation. **Strauchvegetationstypen,** dominierend an Nordhängen, sind: **Rhododendronetum caucasici** *(Rh. caucasicum* zusammen mit *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Empetrum nigrum* u. a. Arten) und, weniger häufig, Bestände mit *Salix kasbegensis, Juniperus sabina* u. a. **Felsen** und **Schutthänge** in Südlage sind hauptsächlich besetzt mit *Juniperus hemispherica* und Dornpolstern, sogenannter tragakantischer Vegetation mit dem dominant auftretenden *Astragalus denudatus,* der aus den nördlichen schmalen und trockenen Schluchten (Felsen-Gebirge) stammt. In der subalpinen Stufe

sind ebene Flächen und schwach geneigte Südhänge mit **Wiesengesellschaften** bedeckt: **Hordetum** *(H. violaceum)*, **Bromopsieto-Agrostidetum** *(Bromopsis variegata, Agrostis planifolia, A. tenuis)*. Sehr typisch sind auch nasse Wiesen der **Triglochinea** *(T. maritima)* und des **Deschampsietum** *(D. caespitosa* u. a.), besonders am Ufer des Tergi-Flusses. An Nordhängen herrschen folgende Wiesentypen vor: **Calamagrostidetum** *(C. arundinacea)*, **Festucetum** *(F. woronowii = F. varia)* und **Geranietum** *(G. ibericum* u. a.). Auf den Polygonböden, und dann besonders auf windexponierten Bergrücken, ist das **Kobresietum** *(K. capilliformis und K. persica)* weit verbreitet.

In der alpinen Stufe (2500–3000 m NN) dominieren an den Nordhängen auch **Rhododendronetum** und **Dryadetum** *(D. caucasica)*. An schwach geneigten Südost- und Südwest-Hängen sind **Nardetum** *(N. stricta)* und **Caricetum** *(C. tristis)* sehr häufig; an steilen Südhängen finden sich das **Festucetum woronowii** *(F. woronowii)*, auf Plateaus und Bergrücken das **Festucetum supinae** *(F. supina)* und das **Kobresietum** *(K. capilliformis, K. schoenoides* und *K. persica)*.

In beiden Stufen kommt Schutt- und Felsvegetation häufig vor, besonders an sehr gestörten Südhängen, z. B. mit *Festuca vallesiaca, F. rupicola, Astragalus Kasbeki, Trigonocaryum involucratum, Cerastium multiflorum, Silene lacera* u. a. An Felsen herrschen *Campanula bellidifolia, Saxifraga juniperifolia, Draba bryoides* u. a. vor.

Im Kasbegibezirk ist die **subnivale Stufe** (3000–3600 m NN) mit nicht geschlossener Vegetationsdecke, aber Nanozönosen, sehr gut entwickelt. Die dortige Flora zeigt ein ganz anderes Bild. Fast alle Lebensformen des subnivalen Gürtels sind spezialisiert und an die schwierigen Lebensverhältnisse hier angepaßt (NACHUZRISCHWILI und GAMZEMLIDZE 1984). Diese Stufe beherrschen folgende Arten: *Saxifraga exarata, S. moschata, Delphinium caucasicum, Minuartia inamoena, Cerastium Kasbek, Scrophularia minima* u. a.

3.4. Versuchsflächen

3.4.1. Hochstaudenvegetation im Betuletum

Diese Vegetationsform ist sehr typisch für den Kaukasus, besonders den Westkaukasus. Im Zentralkaukasus, so im Bereich Kasbegi, findet man nur **Fragmente** und diverse Arten hiervon, und zwar in Höhen von 1800–1900 bis 2200–2300 m NN, hauptsächlich an weniger steilen Nord- und Westhängen bzw. in ebenen Lagen vorwiegend an Waldrändern, selten im Wald selbst und ganz außerhalb. Die Hochstaudenpflanzen wachsen im humusreichen, optimal feuchten Boden bei im Hochgebirge günstigen ökologischen Bedingungen. Alle Arten werden sehr groß; sie erreichen bis 2 m Höhe und besitzen am ganzen Stengel große und breite Blätter; sie haben außerdem typische aber kurze Pfahlwurzeln. Häufige Arten sind z. B. *Cephalaria gigantea, Aconitum nasutum, Agasyllis latifolia, Heracleum sosnowskyi* u. a.

Aus Hochstaudenbeständen entstehen keine Rasen. Sie sind meist monodominant und selten polydominant.

3.4.2. Astragaletum (1800 m NN, Südhänge), Tragakantische Dornpolstervegetation (1000–1900 m NN)

In der subalpinen Stufe handelt es sich hierbei um eine sekundäre Vegetation, die man an steilen Schuttsüdhängen (60–65 Grad) antrifft. Diese Gesellschaft stammt aus den engen, trockenen Schluchten des Nordkaukasus. Alle Pflanzen, die hier wachsen, sind **Oreoxerophyten.** Diese Vegetation ist weitverbreitet in Vorderasien (IWANISCHWILI 1973).

Folgende Arten sind wichtig:

1. *Astragalus denudatus* – Dornpolster, Strauch, Pfahlwurzel
2. *Festuca vallesiaca* – dichte Horste, zusammengerollte Blätter
3. *Artemisia splendens* – stark silberhaarig, Pfahlwurzel, Zwergstrauch
4. *Astragalus Kasbeki* – Polster, Pfahlwurzel, Zwergstrauch
5. *Scutellaria leptostegia* – Kriechpflanze
6. *Thymus collinus* – Lockerpolster, Zwergstrauch

3.4.3. Brometo-Agrostidetum (Weide)

mit *Bromus variegatus, Agrostis planifolia, Pulsatilla violacea* (am Südhang, 10–15 Grad, 1800–2500 m NN)

Wichtig sind hier:

1. *Gentiana caucasica* – einjährig, überall, von 1800–3200 m NN
2. *Scabiosa caucasica* – N- und S-Hänge (s. Festucetum)
3. *Carex buschiorum* – 1700–2500 m NN, an S-Hängen und an Polygonaltypus-Reliefs, dichte Horste, winter-, sommergrüne Art
4. *Plantago caucasica* – breite synökologische Areale, besonders an beweideten Erosionsflächen in 1700–300 m NN, Rosette, Pfahlwurzel, N- und S-Hänge
5. *Leontodon hispidus* – sehr breites synökologisches Areal, von der Steppe bis zur alpinen Stufe, N- und S-Hänge, Rosetten, Pfahlwurzel

3.4.4. Kobresietum, Verbreitung von 2000–3000 m NN, vorwiegend auf den kalten, windexponierten Bergrücken mit den polygonalen Relieftypen und Magerwiesen

Folgende Arten spielen eine Rolle:

1. *Kobresia capilliformis* – dichtes Borstgras, Horste bildend, zusammengerollte Blätter
2. *Kobresia persica* – Blätter wie bei Carex, jedoch härter

3. *Nardus stricta* – zwischen den Polygonen (Konkav-Relief), breite Horste bildend, 1800–3000 m NN
4. *Antennaria caucasica* – Rhizom-Pfahlwurzel, silberhaarig, Zwergstrauch, auf den Polygonen, 2000–3200 m NN
5. *Sibbaldia parviflora* – Rhizom-Pfahlwurzel, schwach behaart, Zwergstrauch, lockere Polster, zwischen den Polygonen in 1900–3000 m NN
6. *Veronica gentianoides* – Rhizom-Pfahlwurzel, lederne Blätter, in 1700–3300 m NN
7. *Gentiana caucasica* – einjährig, überall
8. *Alchemilla elisabethae* – Kurzstockwurzel, silberhaarig, auf den Polygonen, 2000–2800 m NN
9. *Carum caucasicum* – zweijährig, vorwiegend an N-, W-, O-Hängen in 1800–3300 m NN, besonders auf mageren Wiesen
10. *Polygonum viviparum* – starke Wurzel, kleine, lederne Blätter, 2000–3200 m NN, in der alpinen Stufe, überall

3.4.5. Festucetum woronowii *(F. woronowii = F. varia)* an NW-Hängen

Dieser Vegetationstyp ist eine im Kaukasus **weit verbreitete** Gesellschaft. Sie kommt vor von 1800–1900 bis 3000–3200 m NN, vorwiegend in der subalpinen und alpinen Stufe. In letzterer tritt sie besonders großflächig auf, und zwar über flachgründigen, stark steinigen bzw. schuttreichen Böden an **steilen Hängen.** In der subalpinen Stufe kommen diese Wiesen an den NW- und SW-Hängen vor, in der alpinen Stufe jedoch sind sie nur an S-Hängen verbreitet. Einzelne Fragmente reichen allerdings bis zur subnivalen Stufe.

Das **Festucetum woronowii** stellt eine monodominante Pflanzengesellschaft dar. Die floristische Zusammensetzung dieser Phytozönose ist reichhaltig; es kommen mehr als 60 Arten vor. Im Zentralkaukasus ist besonders eine Assoziation mit *Carex meinshauseniana* charakteristisch und weit verbreitet.

Der Edifikator, die dominante Art *Festuca woronowii* bildet große, dichte Horste. Er ist als **Hemixerophyt** einzustufen, der relativ trockene, jedoch kalte Standorte bevorzugt, zugleich eine winter- und sommergrüne Art.

Ökophysiologische Untersuchungen wurden von uns an zwei Standorten mit der Assoziation *Festuca woronowii-Carex meinshauseniana,* und zwar an einem NW- und einem SW-Hang durchgeführt. Die Wiese in NW-Lage wird seit 5 Jahren gemäht, jene am SW-Hang stellt eine Schafweide dar, die aber nur sehr kurze Zeit im Laufe des Jahres genutzt wird, weil die Pflanzen schlecht von den Weidetieren angenommen werden.

In diesen Gesellschaften wachsen 58 Arten: 7 Grasarten, 2 Seggenarten, 4 Vertreter der Leguminosae, 3 Moosarten. Alle anderen 42 Arten sind Kräuter aus der Gruppe der Dikotyledones ohne Leguminosen.

Die **Hauptdifferentialarten** sind die folgenden: *Festuca woronowii, Carex meinshauseniana, Helictotrichon asiaticus, Polygonum carneum* und *Betonica grandiflora.* Für Südhänge ist sehr typisch *Oxytropis cyanea;* Kräuter und Gräser sind allerdings insgesamt weniger entwickelt.

Wenn die Bestände von *Festuca woronowii* gemäht werden, dann dringen hier viele Vertreter der *Calamagrostis arundinacea* – Gesellschaft ein sowie typische Arten des Waldes und Waldrandes (Mesophyten).

Langjährige Untersuchungen zur Produktivität der Grasgesellschaften im Hochgebirge des Zentralkaukasus (NACHUZRISCHWILI et al. 1980) zeigen, daß die von uns bearbeiteten subalpinen Gesellschaften sich durch folgende **charakteristische Arten** auszeichnen:

3.4.6. Festucetum woronowii an S-Hängen

1. *Festuca woronowii* = *F. varia* – in 1800–3200 m NN, große sehr dichte Horste, Blätter zusammengerollt, sommer- und wintergrüne Art
2. *Scabiosa caucasica* – in 1800–2500 m NN, SW- und S-Hänge, stark behaart
3. *Betonica grandiflora* – in 1800–3000 m NN, N-, S- und SW-Lagen, auch im Wald, stark behaart
4. *Carex meinshauseniana* – in 1800–3200 m NN, N- und S-Hänge, winter- und sommergrüne Art

3.4.7. Dryadetum

Verbreitung an N- und W-Hängen in 1900–2700 m NN, an steinigen Standorten zwischen großen Steinen, vorwiegend in der alpinen Stufe; in der subalpinen Stufe auf Lawinenzügen (1900–2000 m NN).

1. *Dryas caucasica* – Zwergstrauch, Rhizompfahlwurzel, Chyonophyt
2. *Daphne glomerata* – Halbstrauch, Rhizompfahlwurzel, Kriechpflanze, Chyonophyt, immergrüne Art
3. *Rhododendron caucasicum* – Strauch, immergrüne Art, Kriechpflanze, nur an Nordhängen in 2000–3000 m NN, alpine und subalpine Stufe, Chyonophyt, Rhizompfahlwurzel
4. *Saxifraga juniperifolia* – Zwergstrauch, Polsterpflanze, immergrüne Art, nur an der N-Seite der Felsen, chyonophob, überwintert ohne Schnee, Rhizompfahlwurzel

3.4.8. Nasse Wiese in 1800 m NN, ebene Lage

Es handelt sich hierbei um eine *Deschampsia caespitosa – Equisetum palustre* – Assoziation mit *Ligularia sibirica*, *Phragmites australis* und *Parnassia palustris*. Sie ist sehr typisch am Ufer des Tergi-Flusses.

4. Ergebnisse

Um mehr die Zusammenhänge herausarbeiten zu können, insbesondere im Hinblick auf die **Resistenzlage der Arten** (siehe Abschnitt Methodik) und die **Abhängigkeit zu Höhenstufen,** werden die Einzelergebnisse zu den einzelnen Faktoren nur kurz zusammenfassend erwähnt. Die untersuchten Arten, Vegetationseinheiten (Standorte) und Lokalitäten sind in Tabelle 1 in Kurzform zusammengestellt (siehe auch

(A), /

(B), (C) (vgl.Abb. 2)

A

ACONITUM NASUTUM
ALCHEMILLA ELISABETHAE
ANTENNARIA CAUCASICA
AQUILEGIA CAUCASICA
ARTEMISIA SPLENDENS
ASTRAGALUS KAZBEKI
ASTRAGALUS DENUDATUS
BETONICA GRANDIFLORA
BETULA LITWINOWII
CALAMAGROSTIS PSEUDOPHRAGMITES
CALAMAGROSTIS ARUNDINACEA
CAREX MEINSHAUSENIANA
CAREX BUSCHIORUM
CARUM CAUCASICUM
CEPHALARIA GIGANTEA
CICERBITA RACEMOSA

Betulawald (BETWA)		Felsstandorte
Freiflächen (FREI)	Hanglagen (HANG)	Hochflächen (HOCHFL)
Kobresietum	Mähwiese (MAEW)	Talaue (Tergi)

(Berghänge nördlich in der Nähe des Ortes)
(Hänge im Talbereich am Tergi SW von Kasbegi)
Sameba (Gebirgshänge südlich von Kasbegi bis 2850 m)

Abb. 2). Ein tabellarisches chronologisches Protokoll der Untersuchungen mit Meßergebnissen und Randbedingungen ist in der Tabelle im Anhang wiedergegeben. Entsprechende Daten sind, soweit zum Verständnis notwendig, auch den Ergebnis-Tabellen 2 und 3 beigefügt.

4.1. Wasserhaushalt

Die **potentiellen osmotischen Drücke** (π^*) und **Refraktometerwerte** (Relativwerte in % Zuckerskala) korrespondieren gemäß den bisherigen Erfahrungen (KREEB 1977) recht gut. Eine lineare Regressionsprüfung mit allen bestimmten Werten führt zu $y = 0{,}02 + 0{,}96x$ mit $R = 0{,}82$. Tabelle 2 nennt die gemessenen Werte in alphabetischer Ordnung der Arten zusammen mit generellen Angaben zur Höhenlage des Untersuchungsortes, der Exposition und Neigung. Über die laufende Nummer ergeben sich Vergleichsmöglichkeiten zu anderen Tabellen.

Tabelle 2: Potentielle osmotische Drücke des Zellsaftes (π^* in bar) und Refraktometerwerte (R in % Zuckerskala) der untersuchten Arten in alphabetischer Reihung. x zu wenig Pressaft, dann nur R %-Bestimmung. Zu den Abkürzungen s. Tabelle 1. Über die laufende Nummer (LNr) ergeben sich weitere Informationen aus der Protokolltabelle im Anhang bzw. Querbezüge zu Tabelle 3 Gleiche LNr Parallelbestimmungen. VEG Vegetationstyp, NN Meereshöhe in 100 m-Einheiten, EXP Exposition, NEIG Hangneigung. Bemerkung: Stopfen! Werte zuniedrig durch undichtes Gefäss beim Abtöten. Schleim! Bestimmung nicht möglich. 2. Sortierfolge steigende mNN, 3. steigende π^*, 4. steigende R %.

ACON.NASU
ALCH.ELIS
ANTE.CAUC
ANTE.CAUC
ANTE.CAUC
ANTE.CAUC
ANTE.CAUC
ANTE.CAUC
AQUI.CAUC
ARTE.SPLE
ASTR.DENU
ASTR.KAZB
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETO.GRAN
BETU.LITW
BETU.LITW
BETU.LITW
BETU.LITW
BETU.LITW
CALA.ARUN

17	W	05	17,00	12,60		018	190886
20	S	25	14,60	10,50		034	210886
20	S	25	15,60	14,80		034	210886
19	NW	45	x	14,00		004	180886
19	SW	45	12,80	10,80		004	180886
19	NW	45	13,40	11,20		004	180886
19	NW	45	14,40	14,80		004	180886
22	N	30	18,80	14,40		065	240886
20	E	30	9,60	9,20		023	200886
20	E	30	9,30	7,30		028	200886
20	N	45	13,60	15,80		035	210886
23	N	30	nicht	bestimmt	Schleim!	047	240886
20	E	30	7,60	6,00		032	200886
20	N	45	15,80	15,00		036	210886
18	E	45	31,60	17,30		009	190886
19	NW	45	x	5,30		001	180886
19	NW	45	11,30	13,20		001	180886
19	NW	45	11,80	14,80		001	180886
19	NW	45	13,80	13,00		001	180886
19	SW	45	18,20	16,30		001	180886
19	E	45	19,50	19,80		040	210886
20	E	20	2,80	3,20	Stopfen!	020	200886
22	N	30	13,10	12,20		063	240886
17	000	00	9,00	6,00		015	190886
22	000	00	21,30	16,60		057	240886
20	N	35	19,90	14,50		037	210886
22	000	00	18,70	14,40		056	240886
19	NE	45	8,10	8,80		042	210886
20	NW	45	12,00	11,00		039	210886
17	W	05	9,60	13,20		019	190886
20	E	30	11,10	7,60		031	200886
22	000	00	14,50	8,50		058	240886
19	SW	45	x	14,80		007	180886
19	SW	45	11,80	14,60		007	180886
19	SW	45	15,40	15,50		007	180886
17	W	05	11,70	9,60		017	190886
20	N	35	15,10	13,60		038	210886
22	N	30	12,90	9,80		066	240886
24	000	00	14,10	11,50		070	250886
26	000	00	8,10	5,00	Stopfen!	072	250886
28	SE	15	8,00	7,20	Stopfen!	076	250886
20	E	30	12,00	13,00		030	200886
23	N	30	13,40	20,20		046	240886
23	N	20	16,00	18,80		048	240886
23	N	30	18,10	16,80		044	240886
24	N	15	16,80	19,80		050	240886
24	000	00	18,70	18,40		071	250886
26	000	00	17,90	16,40		074	250886
28	SE	15	24,90	16,60		077	250886
20	E	30	8,30	8,80		033	200886
19	SW	45	x	11,80		005	180886
19	NW	45	x	13,70		002	180886
19	SW	45	x	13,70		005	180886
19	NW	45	12,10	13,50		002	180886
20	E	20	10,00	11,00		021	200886
18	E	45	14,10	18,00		013	190886
22	000	00	14,80	15,30		060	240886
22	000	00	17,40	13,50		061	240886
20	E	30	10,80	5,10		029	200886
18	E	45	9,90	10,50		014	190886
18	000	00	12,10	10,20		043	230886
20	E	30	8,80	6,20		027	200886
17	000	00	8,90	5,50		016	190886
22	N	30	13,90	10,80		062	240886

Bei der Durchsicht der Zusammenstellung (Tabelle 2) zeigen sich bei im übrigen recht großen Unterschieden zwischen den Arten **keine generell erhöhten Werte in Abhängigkeit von der Exposition,** auch nicht bei den warmen Lagen (Abb. 4). Nur ausnahmsweise, z. B. bei *Betonica grandiflora*, bei der alle Messungen einheitlich aus 1900 m NN stammen, finden sich auch höhere π^*-Werte an den SW- bis E-Lagen, andeutungsweise auch bei *Festuca woronowii.* Für die folgenden

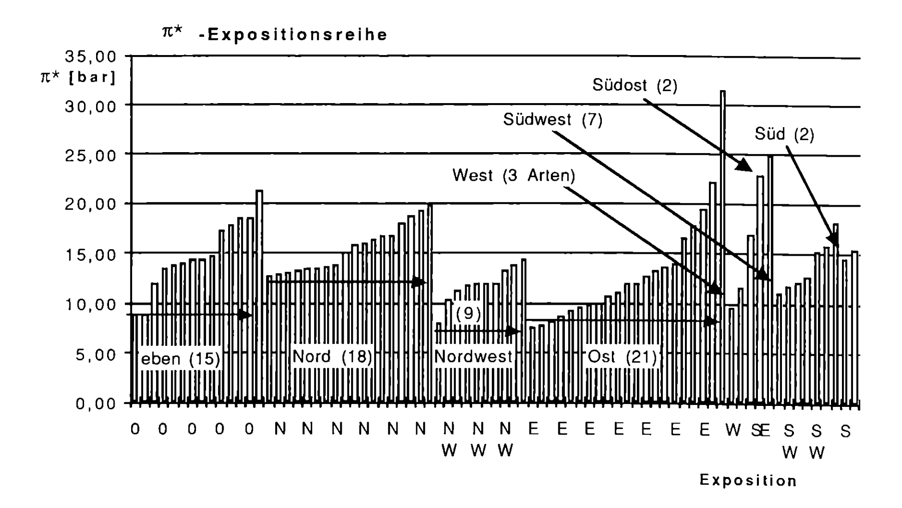


Abb. 4: Darstellung aller ermittelten π^*-Werte des Zellsaftes, geordnet nach Expositionen und innerhalb dieser nach steigenden potentiellen osmotischen Drücken nach dem Prinzip osmotischer Spektren. Die Säulen stellen die in der Untersuchungszeit gemessenen Werte der einzelnen Arten dar, die im Diagramm nicht weiter spezifiziert sind.

Abbildungen diente eine hier aus Raumgründen nicht wiedergegebene Tabelle, die durch Umstellung der Zeilen in der Tabelle 2 zur Zusammenfassung aller Arten der einzelnen Standorte (Vegetationstypen) führte. Diese wurden aufsteigend alphabetisch geordnet und nachfolgend nach der Höhenstufenabfolge bzw. in dieser nach steigenden π^*-Werten sortiert (Verarbeitung mit Tabellenkalkulation Framework auf IBM PC bzw. Excel auf Macintosh Plus; für die Erzeugung der Grafiken wurde außerdem das Programm Cricket Graph eingesetzt). Vergleicht man diverse **Vegetationstypen** im Sinne von **osmotischen Spektren,** so werden gewisse Unterschiede deutlich: Im **Astragaletum** (E-Exposition, 1800 m NN) treten mit die höchsten π^*-Werte auf (> 30 bar; Abb. 5a) bei extremer Schwankungsbreite (10–>30 bar), durchschnittlich geringere im **Betuletum** (ca. 8–16 bar, meist E-, z. T. N-Lage, 2000–2300 m NN; Abb. 5b), und eher ausgeglichene im **Kobresietum** ebener Lage (2400–2600 m NN, 14–18 bar; Abb. 5c) und in tieferer **Tallage** (1800 m NN, 9–15 bar; Abb. 5d).

a

ASTRAGALETUM

π^* [bar]

35
30
25
20
15
10
5
0

014 012 013 010 011 009

Art-Code

b

BETULETUM

π [bar]

35
30
25
20
15
10
5
0

032 026 033 027 028 023 029 031 024 030 025 046 045 044

Art-Code

c

KOBRESIETUM

π^* [bar]

35
30
25
20
15
10
5
0

070 069 074 071

Art-Code

d

TALLAGE

π^* [bar]

35
30
25
20
15
10
5
0

015 019 017 018

Art-Code

Abb. 5 a–d: Gemessene π^*-Werte von vier verschiedenen Vegetationstypen, dargestellt in einheitlichem Maßstab als quasi – osmotische Spektren (s. bei Abbildung 4). Zu Art-Codes (= Laufende Nummer LNr) s. Protokolltabelle im Anhang und Tabelle 1.

Der Einfluß der Höhenstufe auf π^* ist offenbar von größerer Relevanz. Bei einigen Arten ist hierbei eine Zunahme mit steigender Meereshöhe deutlich und signifikant, so etwa bei *Rhododendron caucasicum* und *Antennaria caucasica* (Abb. 6). Als **Ursachenkomplex** hierfür könnten die zunehmend extremen Witterungseinflüsse (Strahlung, Tagesminima- und -maxima der Luft- und Blattemperaturen, Sättigungsdefizit der Luft u. a.) in Frage kommen, und zwar als Auslöser für physiologische Anpassungsvorgänge (Abhärtung) einzelner Arten und rein passive Streßreaktionen. Eine diesbezügliche Analyse erforderte,

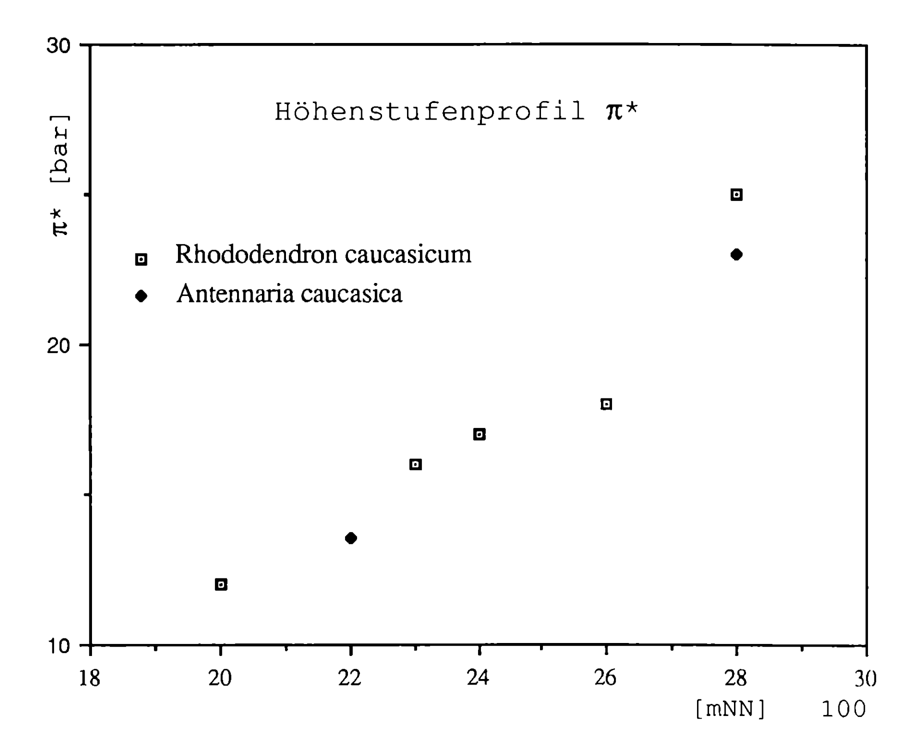


Abb. 6: π^*-Werte für *Rhododendron caucasicum* und *Antennaria caucasica* in Abhängigkeit von der Höhenstufe mit positiver Korrelation. Die Regressionsprüfung für den vorliegenden Zusammenhang bei *Rhododendron* ergibt: $y = -18{,}2 + 1{,}5x$ und $R = 0{,}95$.

zumal bei der unterschiedlichen Charakteristik zwischen verschiedenen Arten, eine detaillierte ökologische Analyse, insbesondere auch längerfristig über die einzelnen Jahreszeiten hinweg (vgl. LARCHER et al. 1989).

Insgesamt ergeben sich aus den vorliegenden Messungen, die bei typischem Strahlungswetter durchgeführt worden sind, weitere Hinweise

auf die **möglichen Belastungssituationen** in bezug auf den **Wasserfaktor,** wobei die relativ steilen Ost-Südosthänge des **Astragaletums** im Talbereich (Lokalität Panschetti) besondere Beachtung verdienen als Repräsentanten xerophytischer Pflanzengemeinschaften, zugleich die Tatsache einer **zunehmenden Beanspruchung mit steigender Meereshöhe,** wohl auf Grund der extremer werdenden Strahlung.

4.2. Hitzeresistenz

Während der Sommermonate treten bei den im Durchschnitt immer wieder **anhaltenden Schönwetterlagen** und der auf Grund der Hochgebirgssituation intensiven Einstrahlung an absorbierenden Oberflächen wie Blättern, insbesondere auch nackten Bodenstellen zwischen den Pflanzen, **Übertemperaturen** auf. Sie betragen erfahrungsgemäß leicht 10–15 °C gegenüber der Lufttemperatur, bei Boden dunklerer Farbe auch 30 °C und mehr, wie bei Einzelmessungen mehrfach festgestellt werden konnte. Aus diesem Grunde ist direkt mit **Hitzebelastung** zu rechnen, indirekt dann auch mit **Trockenstreß,** und nicht zuletzt der hier noch nicht untersuchten **UV-Belastung** (erste methodische und orientierende Hinweise zur einfachen Bestimmung der UV-Resistenz ergaben sich inzwischen aus eigenen Vorversuchen an mediterranen Arten; s. hierzu auch WORREST und CALDWELL 1986). Alles zusammen wirkt als **Kombinationsstreß.** Um diesen abschätzen zu können, sind auch Laboruntersuchungen notwenig (vgl. KREEB 1990).

Wie im Abschnitt „Methodik" ausgeführt, handelt es sich bei den Hitzeresistenzwerten um diejenige (mittlere) Temperatur, die sich aus dem **Schnittpunkt Schädigungskurve/50 % Schädigung** ergibt. Dieser wurde für alle Versuchsreihen grafisch ermittelt. Kurven des visuellen Schädigungsverlaufs liegen nicht in allen Fällen vor, weil Schäden z. T. nicht oder nur schwer erkennbar waren. In solchen Fällen wurde der Schädigungsgrad auf jeden Fall über die aufwendigere Methode der Vitalfärbung bestimmt.

Eine hier nicht wiedergegebene **tabellarische Zusammenfassung aller erfolgten Hitzeresistenz-Bestimmungen** (alphabetisch nach Arten geordnet) diente als erste Vorlage für die Auswertungen. Durch programmgesteuerte Umstellungen wurde hieraus die Tabelle 3 erzeugt, in der die Ergebnisse nach **Höhenstufen,** und innerhalb dieser nach **zunehmenden Resistenzwerten geordnet sind.** Die zugehörige grafische Auswertung zeigt die Abb. 7. Aus ihr kann entnommen werden, daß die **Hitzeresistenzwerte** in ihrer Gesamtheit **unabhängig von der Höhenstufe** erscheinen. Eine gewisse Häufung der Werte im linken mittleren Bereich hängt zwangsläufig davon ab, daß in den zugehörigen Höhenlagen mehr Bestimmungen vorliegen (Abb. 8).

Im Detail, und zwar in bezug auf **einzelne Arten,** ergeben sich folgende **Tendenzen zur Frage Hitzeresistenz und Höhenstufung:** *Antennaria caucasica* (Abb. 9 a) und *Polygonum viviparum* (Abb. 9 b) z. B. zeigen in den oberen Höhenlagen praktisch **dieselben**

Tabelle 3: Auf Hitzeresistenz untersuchte Arten in alphabetischer Reihung. Über die laufende Nummer (LNr) können weitere Angaben aus der Protokolltabelle im Anhang entnommen und ein Bezug zu Tabelle 2 hergestellt werden. HR(50%) = Hitzeresistenzwert gültig für 50 % Schädigung. Übrige Abkürzungen s. Tabelle 2.

Art	VEG	NN*100	EXP	NEIG	HR(50%)	LNr	Datum
ACON.NASU	BETWA	20	E	30	46,0	22	200886
ALCH.ELIS	HANG	22	N	30	49,1	64	240886
ANTE.CAUC	HANG	22	N	30	48,1	67	240886
ANTE.CAUC	CARIC	22	E	20	47,5	68	250886
ANTE.CAUC	KOBRE	24	000	00	48,0	69	250886
ANTE.CAUC	KOBRE	26	000	00	46,8	73	250886
ANTE.CAUC	CARIC	28	SE	15	48,1	75	250886
AQUI.CAUC	BETWA	20	E	30	45,5	26	200886
ASTR.DENU	ASTRAG	18	E	45	48,5	12	190886
ASTR.KAZB	ASTRAG	18	E	45	47,3	11	190886
BETO.GRAN	FESTUC	19	NW	45	51,0	3	180886
BETU.LITW	BETWA	20	E	30	49,0	25	200886
BETU.LITW	BETWA	23	N	30	47,5	45	240886
BETU.LITW	FREI2	24	N	15	47,5	51	240886
BETU.LITW	FREI3	24	N	20	47,6	54	240886
CALA.PSEU	TALRAN	17	W	05	45,0	18	190886
CALA.RUNA	BETWA	20	E	30	47,0	24	200886
CARE.BUSC	WEIDE	20	S	24	52,5	34	210886
CARE.MEIN	FESTUC	19	NW	45	47,8	4	180886
CARU.CAUC	HANG	22	N	30	47,3	65	240886
CEPH.GIGA	BETWA	20	E	30	44,0	23	200886
CICE.RACE	BETWA	20	E	30	48,0	28	200886
DAPH.GLOM	WEIDE	20	N	45	49,0	35	210886
DOLY.CAUC	BETWA	20	E	30	44,0	32	200886
DRYA.CAUC	WEIDE	20	N	45	44,3	36	210886
FEST.VALL	ASTRAG	18	E	45	48,5	9	190886
FEST.WORO	FESTUC	19	NW	45	52,2	1	180886
GENT.ANGU	WEIDE	20	E	20	52,3	20	200886
GENT.CAUC	HANG	22	N	30	51,0	63	240886
HIPP.VULG	TALAUE	17	000	00	48,5	15	190886
KOBR.CAPI	HOCHFL	22	000	00	52,0	57	240886
KOBR.HUMI	FELS	20	N	35	54,5	37	210886
KOBR.PERS	HOCHFL	22	000	00	52,5	56	240886
LEON.HISP	WEIDE	20	NW	45	44,5	39	210886

Art	VEG	NN*100	EXP	NEIG	HR(50%)	LNr	Datum
LIGU.SEMI	TALRAN	17	W	05	44,7	19	190886
LILI.GEOR	BETWA	20	E	30	47,5	31	200886
NARD.STRI	HOCHFL	22	000	00	46,9	58	240886
PARN.PALU	TALRAN	17	W	05	47,0	17	190886
PLAN.CAUC	FELS	20	N	35	47,5	38	210886
POLY.VIVI	HANG	22	N	30	47,5	66	240886
POLY.VIVI	KOBRE	24	000	00	47,5	70	250886
POLY.VIVI	KOBRE	26	000	00	49,5	72	250886
POLY.VIVI	CARIC	28	SE	15	46,9	76	250886
RHOD.CAUC	BETWA	20	E	30	48,5	30	200886
RHOD.CAUC	BETWA	23	N	30	44,0	44	240886
RHOD.CAUC	BETWA	23	N	30	47,5	46	240886
RHOD.CAUC	FREI	23	N	20	48,0	48	240886
RHOD.CAUC	FREI2	24	N	15	47,7	50	240886
RHOD.CAUC	KOBRE	26	000	00	49,5	74	250886
RHOD.CAUC	CARIC	28	SE	15	50,6	77	250886
SCAB.CAUC	FESTUC	19	NW	45	48,0	2	180886
SCAB.CAUC	WEIDE	20	E	20	46,0	21	200886
SCUT.LEPT	ASTRAG	18	E	45	48,0	13	190886
SIBB.PARV	HOCHFL	22	000	00	48,1	60	240886
SWER.IBER	BETWA	20	E	30	43,8	29	200886
THYM.COLL	ASTRAG	18	E	45	51,5	14	190886
TRIF.AMBI	MAEWIE	19	000	00	47,5	43	230886
VERO.ANAQ	TALAUE	17	000	00	46,0	16	190886
VERO.GENT	HANG	22	N	30	51,1	62	240886

Hitzeresistenzwerte. *Rhododendron caucasicum*, der zwischen 2000–2800 m NN untersucht wurde, neigt in größeren Höhenlagen offenbar zu **erhöhter Hitzeresistenz** (Abb. 9c), während bei *Betula litwinowii* (Abb. 9d) sich eher eine **Abnahme** der Hitzeresistenz mit zunehmender Höhe andeutet. Da es sich nur um kurzfristige Messungen handelt, sind endgültige Aussagen und Einstufungen im Hinblick auf Verursachung und Interaktionen (wechselseitige Korrelationen zwischen meteorologischen und ökophysiologischen Parametern), Grundlage für die angestrebten Resistenzspektren, noch nicht möglich.

Eine **Korrelation vermehrter Belastungsfähigkeit** für **Hitze** und **Trockenheit** mit zunehmender Höhe ist bei *Rhododendron caucasicum*, der einzigen Art, die wir entlang des gesamten Höhenprofils untersuchen konnten, als gesichert anzusehen (Abb. 10). Inwieweit diesbezüglich direkte bzw. vernetzte Zusammenhänge vorliegen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben (vgl. hierzu einige Angaben bei LARCHER und CERNUSCA 1985, zu Hitzeresistenz und Wassersättigungsdefizit).

Untersuchte Arten in 1800 - 2800 m NN

Hitzeresistenz [°C] für 50

56 54 52 50 48 46 44 42

16 18 20 22 24 26 28 30

[m NN] 100

Abb. 7: Streuung der Hitzeresistenzwerte (50 %-Schadensgrenze) aller untersuchten Arten zwischen 1800–2800 m NN.

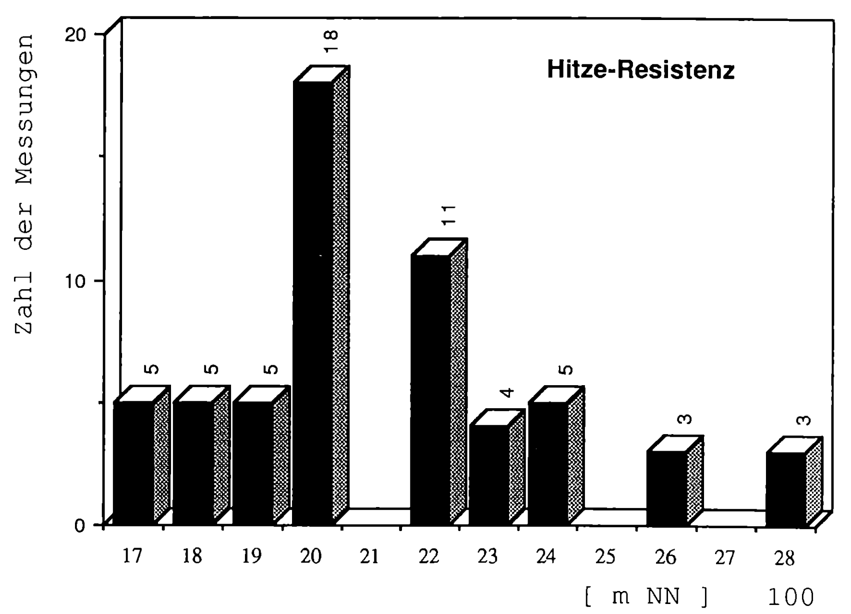


Abb. 8: Anzahl der Hitzeresistenzmessungen in den verschiedenen Höhenlagen während der Untersuchungsperiode 1986.

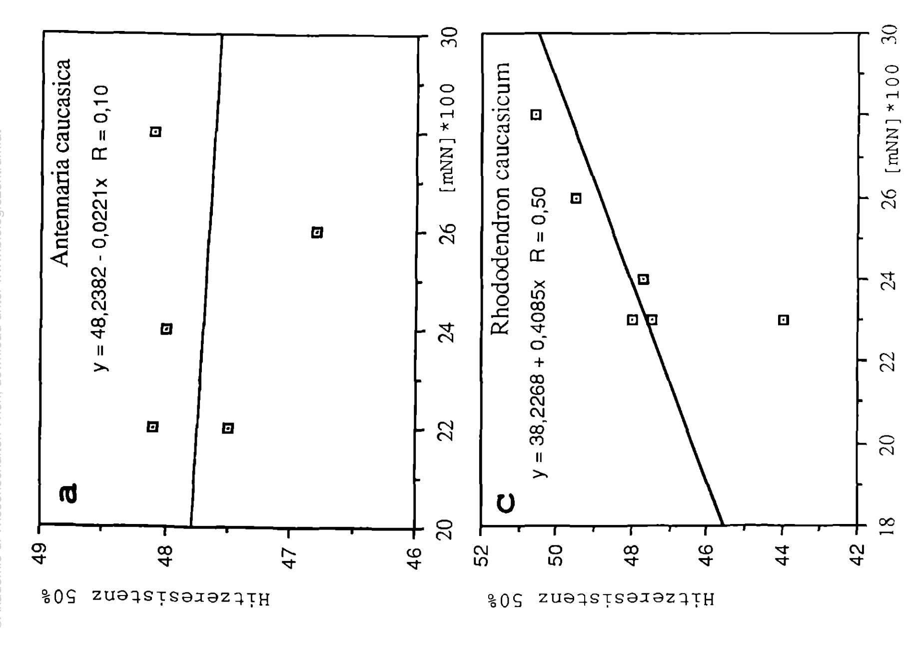


Abb. 9a–d: Hitzeresistenzwerte (50%-Schadensgrenze) in Abhängigkeit zur Höhenstufe. Es zeigen sich folgende typische Fälle: a, b = kein Effekt (Streuungen) c = positive Korrelation; d = negative Korrelation.

b Polygonum viviparum

y = 47,6 + 0,01x   R = 0,02

Hitzeresistenz 50%

[mNN] *100

d Betula litwinowii

y = 61,82 - 0,6045x   R = 0,93

Hitzeresistenz 50%

[mNN] *100

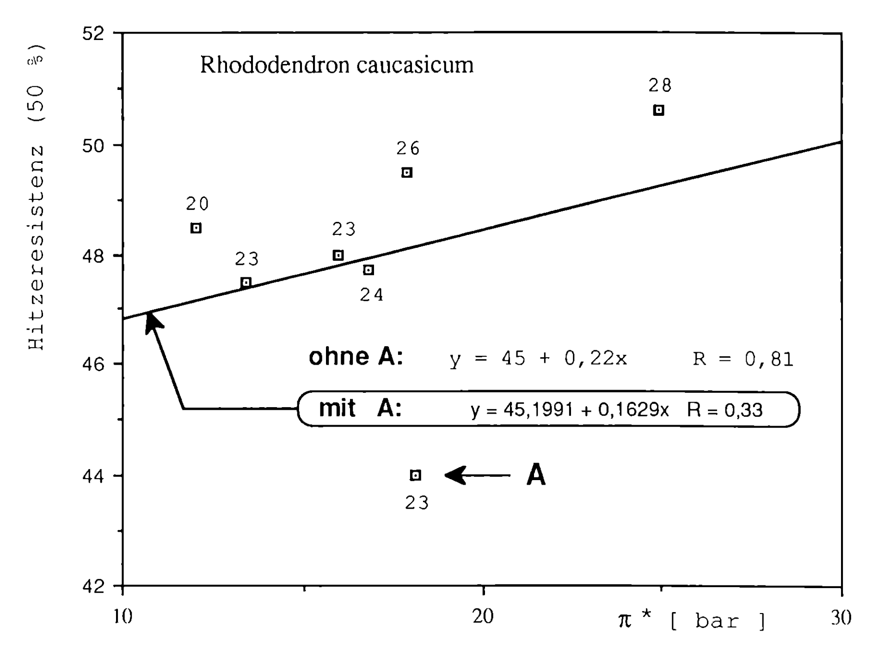


Abb. 10: Zusammenhang zwischen Hitzeresistenz und gemessenen π^*-Werten bei *Rhododendron caucasicum*. Zahlen = Höhenstufe in 100 m-Einheiten. A = nicht erklärbare starke Abweichung.

5. Diskussion der Ergebnisse

Ziel der Untersuchungen war es in erster Linie, in Ergänzung zu den zahlreichen bereits durchgeführten standortskundlichen, vegetationskundlichen, ökomorphologischen und ökophysiologischen Untersuchungen im Bereich von Mikroklima und Energieumsatz sowie CO_2-Haushalt, die **Resistenzlage** dominanter bzw. typischer Arten entlang der Höhenstufung zu erfassen, die im übrigen gemäß den untersuchten Standorten auch in bezug auf die vorherrschenden **Vegetationstypen** beschrieben wird. **Resistenz** wird hier verstanden als eine **vitalitätscharakteristische Eigenschaft der Arten,** die zwar faktoriell analysiert werden muß, jedoch auch vernetzt zu sehen ist (siehe etwa „environmental resistance“ bei LEVITT 1972). **Resistenzspektren** könnten diese wichtige ökophysiologisch **komplexe Artcharakteristik** gut wiedergeben. Voraussetzungen dafür, die zur Zeit noch nicht bestehen, wären eine Reihe ausreichend genauer, einfacher Methoden zur Bestimmung der Resistenz auch gegen **Kälte, UV** und letztlich auch **Salze.** Insbesondere UV ist entlang der Höhenstufen in Hochgebirgen wichtig. Erste eigene Ansätze zur Bestimmung der UV-Resistenz mittels des Neutralrotvitalfärbe-Tests, der sich auch bei der Prüfung der Hitzeresistenz bei den

hierzu geeigneten Objekten der vorliegenden Untersuchungsreihen bestens bewährte, wurden inzwischen bei mediterranen Hartlaubarten gemacht.

Die hier vorliegenden **Ergebnisse** in bezug auf **Wasserhaushalt** und **Hitzeresistenz** sind insgesamt noch als vorläufig anzusehen, da sie nur bei relativ kurzen Aufenthalten während des Sommers an der Forschungsstation Kasbegi gewonnen werden konnten. Als Tendenzen können festgehalten werden:

1. Die eingesetzten, z. T. besonders angepaßten **Methoden** haben sich bewährt.

2. Auffallend erscheint, daß **Expositionsunterschiede** bei der an warmen Hanglagen intensiven Einstrahlung mit der zu erwartenden Wirkung auf den Wasserhaushalt (bestimmt über die potentiellen osmotischen Drücke des Zellsaftes = Protoplasmahydratur) **kaum** feststellbar waren.

3. Ähnliches gilt für die Verteilung der **Hitzeresistenz** aller Arten entlang der Höhenstufung (1800–2800 m NN); eine allgemeine Typisierung war aus dem Datenmaterial nicht abzuleiten.

4. Zumindest bei *Rhododendron caucasicum* deutet sich allerdings eine **Vitalitätszunahme** sowohl in bezug auf den Wasserhaushalt als auch bei der Hitzeresistenz an. Diese nimmt mit der Höhe im Gebirge zu, ebenso wie die π^*-Werte des Zellsaftes. Letzteres darf als Anpassung im Sinne einer **euryhydren Charakteristik** gedeutet werden, da keine sichtbaren Schäden festzustellen waren, damit als Zunahme der Trockenresistenz.

5. Eine **Korrelation** beider ökophysiologischen Größen erscheint wahrscheinlich, woraus allerdings noch nicht auf einen inneren resistenzphysiologischen Zusammenhang geschlossen werden kann.

6. Zusammenfassung

Bei unseren im Sommer 1986 durchgeführten Untersuchungen zur Frage der Resistenzcharakteristik typischer Hochgebirgspflanzen im Zentralkaukasus (Forschungsstation Kasbegi der Georgischen Akademie der Wissenschaften) wurden entlang der Höhenstufung zwischen 1800–2800 m NN insbesondere **Wasserhaushaltsgrößen** und die **Hitzeresistenz** bestimmt. Ziel der Untersuchungen war es, außer der Klärung **methodischer Fragen** zur Bestimmung ökophysiologischer Größen unter schwierigen Geländebedingungen, Daten zu den von uns konzipierten **Resistenzspektren** zu erarbeiten. Es zeigte sich im Sinne eines vorläufigen Ergebnisses, daß im Vergleich aller untersuchter 48 Arten von 13 charakteristischen Vegetationstypen nur **ausnahmsweise eine Abhängigkeit zur Höhenstufung abzuleiten war.** Die **Tendenz zu einer Vermehrung der Hitzeresistenz mit zunehmender Höhe** zeigte sich nur deutlich bei *Rhododendron caucasicum*, während bei den anderen Arten kaum ein Unterschied und nur in einem Fall (*Betula litwinowii*)

eher eine **Abnahme** festzustellen war. Auch **Expositionsunterschiede,** die bezüglich des **Wasserhaushaltes** bei dem in der Meßperiode herrschenden Strahlungswetter zu erwarten gewesen wären, blieben nur angedeutet. Die **Untersuchungsstandorte** und die **Vegetationstypen** werden an Hand eines Profils dargestellt und ausführlich beschrieben.

7. Literatur

ABDALADZE, O. (1985): CO_2-Gaswechsel der subalpinen Pflanzen des Zentralkaukasus. Dissertation Tbilissi. Russisch.

WORREST, R. C., and CALDWELL, M. M. (eds.) (1986): Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Berlin et al.

CERNUSCA, A. (1988): Die Nutzung von Computer-Techniken bei ökologischen Geländeuntersuchungen. In: NACHUZRISCHWILI, G. (Hrsg.): Ökologie der Hochgebirge (Symposium 1984 Tbilissi), 60–75. Russisch.

CERNUSCA, A. (1990): Beschreibung der Computermeßanlage MIKROMET-1. In: K. H. KREEB (1990): Methoden zur Pflanzenökologie und Bioindikation, 42–46. Jena, Stuttgart, New York.

CERNUSCA, A., und NACHUZRISCHWILI, G. (1983): Untersuchungen der ökologischen Auswirkungen intensiver Schafbeweidung im Zentral-Kaukasus. Verh. Ges. Ökologie (Mainz 1981), Band 10, 183–191. In: NACHUZRISCHWILI, G. (Hrsg.) (1988): Ökologie der Hochgebirge (Symposium 1984 Tbilissi und Kasbegi). Tbilissi. Russisch.

GAMZEMLIDZE, T. (1986): Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt der Hochgebirgsphytozönosen des Zentralkaukasus. Dissertation Tbilissi. Russisch.

IWANISCHWILI, M. (1973): Flora der Formation von Dorn – *Astragalus* – Tragakanten am Nordrand des Großen Kaukaus. Tbilissi. Russisch.

KÖRNER, Ch. (1980): Ökologische Untersuchungen an Schafweiden im Zentralkaukasus: Der Alm- und Bergbauer 30, 2–8.

KÖRNER, Ch., und NACHUZRISCHWILI, G. (1987): Der Einfluß der Schafbeweidung auf den Wasserhaushalt der Vegetation. In: RABOTNOV, T. A. (Hrsg.) (1987): Ökologische Untersuchungen der Hochgebirgswiesen von Kasbegi (Zentralkaukasus), 99–120. Tbilissi. Russisch.

KREEB, K. H. (1974): Ökophysiologie der Pflanzen. Jena, Stuttgart, New York.

KREEB, K. H. (1977): Methoden der Pflanzenökologie. 1. Aufl. Jena, Stuttgart, New York. S. auch: KREEB, K. H. (1990): Methoden zur Pflanzenökologie und Bioindikation. (Neuherausgabe.) Jena, Stuttgart, New York.

KREEB, K. H. (1988): Model of vegetation layer sequences in mountain regions. In: NACHUZRISCHWILI, G. (Hrsg.): Ökologie der Hochgebirge (Symposium 1984 Tbilissi), 39–49. Russisch.

KREEB, K. H. (1990): S. (1977).

LARCHER, W. (1990): Vitalitätsbestimmung. In: K. H. KREEB (1990): Methoden zur Pflanzenökologie und Bioindikation, 251–265. Jena, Stuttgart, New York.

LARCHER, W., und NACHUZRISCHWILI, G. (1982): On pheno- and trophorhythmic types among high mountain plants. Ekologiya **4,** 13–20. Russisch.

LARCHER, W., und CERNUSCA, A. (1985): Microcomputergesteuerte mobile Anlage zum fluorometrischen Nachweis von Photosynthesestörungen. Sitz.-Ber. Österreich. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Klasse I, **194,** 1.–5., 45–64.

LARCHER, W., HOLZNER, M., und PICHLER, J. (1989): Temperaturresistenz inneralpiner Trockenrasen. Flora **183,** 115–131.

LEVITT, J. (1972): Responses of plants to environmental stresses. New York, London. 2. Aufl. 1980.

NACHUZRISCHWILI, G. (1971): Über die Ökologie der Kräuterpflanzen und Pflanzengesellschaften der Hochgebirgszone des Zentralgebietes des Großen Kaukasus. Wasserhaushalt. Tbilissi. Russisch.

NACHUZRISCHWILI, G. (1974): Über die Ökologie der Pflanzen und Pflanzengesellschaften der Hochgebirgszone des Zentralgebietes des Großen Kaukasus. Tbilissi. Russisch.

NACHUZRISCHWILI, G., und GAMZEMLIDZE, T. (1984): Das Pflanzenleben an Extremstandorten im Hochgebirge. Leningrad. Russisch.

NACHUZRISCHWILI, G., TSCHIIKWADZE, A., und CHEZURIANI, L. (1980): Produktivität der Gesellschaften im Hochgebirge des Zentralkaukasus. Tbilissi. Russisch.

SACHOKIA, M., et CHUTZISCHWILI, C. (1975): Conspectus Florae Plantarum Vascularium Chewii. Tbilissi.

SANADIRADZE, G. (1986): Wasserhaushalt der Hochgebirgspflanzen und Phytozönosen des Zentralkaukasus. Dissertation Tbilissi. Russisch.

TAPPEINER, U., CERNUSCA, A., und NACHUZRISCHWILI, G. (1988/89): Bestandesstruktur und Lichtklima ausgewählter Pflanzenbestände der subalpinen Stufe des Zentralkaukasus. Sitz.-Ber. Österreich. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Klasse I, **197,** 5.–10., 395–420.

Wir danken der Georgischen Akademie der Wissenschaften, der Universität Bremen und dem dortigen Forschungsschwerpunkt „Biosysteme“ für Sach- und Reisebeihilfen. Herr H. SIEMER, Elektroniklabor, und Herrn K.-H. ZANDER, Fachbereichswerkstatt Biologie/Chemie, Universität Bremen, haben entscheidende technische Hilfe geleistet. Unser Dank gilt auch den Herren Prof. Dr. W. LARCHER und Prof. Dr. A. CERNUSCA, Institut für Botanik, Universität Innsbruck, für wertvolle Hinweise und Diskussionen.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. K. H. KREEB, Universität Bremen, Pflanzenökologie, Fachbereich 2, Achterstraße, D-2800 Bremen 33 (BRD).
Prof. Dr. G. NACHUZRISCHWILI, Georgische Akademie der Wissenschaften, Botanisches Institut, Kodschorskoe Schosse, SU-38007 Tbilissi GSSR.

Tabellen-Anhang: Protokoll mit Angaben zu Witterungsverlauf, Standort und untersuchten Pflanzenarten.
K a s b e g i VIII / 1986.

```
========================================================
LfdDatuZeitBewLtLfLuxWBtORT..NNStandort. .Objekt   .ORHh
         0         0         0         0         0
12345678911234567892123456789312345678941234567895123456

Laufende Nummer Luftfeuchte  Meereshoehe
   Datum                 Windstaerke
           Bewoelkung
              Lufttemperatur
                      Blattemperatur
ORH = Messung von potentiellem osmotischem Druck (O)
              von Refraktometerwert              (R)
              von Hitzeresistenz: Wasserbad      (H)
              von Hitzeresistenz: Vitalfaerbung  (h)
      keine Information
========================================================
00118081330070.     .0..KASBE19FESTUC45NW.FEST.WORO.ORH.
00218081330070.     .0..KASBE19FESTUC45NW.SCAB.CAUC.ORHh
00318081330080.     .0..KASBE19FESTUC45NW.BETO.GRAN.ORH.
00418081330080.     .0..KASBE19FESTUC45NW.CARE.MEIN.ORHh
00518081400100.     .W..KASBE19FESTUC45SW.SCAB.CAUC.ORH.
00618081400100.     .W..KASBE19FESTUC45SW.BETO.GRAN.ORH.
00718081400100.     .W..KASBE19FESTUC45SW.OXYT.CYAN.ORH.
008180817201001457070W..KASBE18INST..05W.
009190813001002042280M..PANSE18ASTRAG45E..FEST.VALL.ORH.
01019081300100.     .M..PANSE18ASTRAG45E..ARTE.SPLE.ORH.
01119081300100.     .M19PANSE18ASTRAG45E..ASTR.KAZB.ORHh
01219081320100.     .M..PANSE18ASTRAG45E..ASTR.DENU.ORHh
01319081330100.     .M..PANSE18ASTRAG45E..SCUT.LEPT.ORH.
01419081330100.     .M..PANSE18ASTRAG45E. THYM.COLL.ORH.
01519081415060.     .M..PANSE17TALAUE000..HIPP VULG.ORH.
01619081415060.     .M..PANSE17TALAUE000. VERO.ANAG.ORH.
017190814400202643094W..KASBE17TALRAN05W..PARN.PALU.ORH.
018190814400202643094W..KASBE17TALRAN05W..CALA.PSEU.ORH.
019190814400202643094W..KASBE17TALRAN05W..LIGU.SEMI.ORH.
020200814000102339100W35SAMEB20WEIDE.20E..GENT.ANGU.ORHh
02120081424.        .W..SAMEB20WEIDE.20E..SCAB.CAUC.ORH.
02220081430030.     .0..SAMEB20BETWA.30E..ACON.NASU.ORH.
0232008143003019480240..SAMEB20BETWA.30E..CEPH.GIGA.ORH.
02420081450.           .SAMEB20BETWA.30E..CALA.ARUN.ORHh
02520081450.           .SAMEB20BETWA.30E..BETU.LITW.ORH.
02620081450.           .SAMEB20BETWA.30E..AQUI.CAUC.ORH.
02720081450.           .SAMEB20BETWA.30E. VALE.CAUC.ORH.
02820081450.           .SAMEB20BETWA.30E..CICE.RACE.ORH.
02920081450.           .SAMEB20BETWA.30E..SWER.IBER.ORH.
03020081450.           .SAMEB20BETWA.30E..RHOD.CAUC.ORH.
03120081450.           .SAMEB20BETWA.30E..LILI.GEOR.ORH.
```

```
========================================================
LfdDatuZeitBewLtLfLuxWBtORT..NNStandort. .Objekt.  .ORHh
         0         0         0         0         0
12345678911234567892123456789312345678941234567895123456

Laufende Nummer Luftfeuchte  Meereshoehe
   Datum             Windstaerke
           Bewoelkung
              Lufttemperatur
                     Blattemperatur
ORH = Messung von potentiellem osmotischem Druck (O)
              von Refraktometerwert              (R)
              von Hitzeresistenz: Wasserbad      (H)
              von Hitzeresistenz: Vitalfaerbung  (h)
    = keine Information
========================================================
03220081450.          .SAMEB20BETWA.30E..DOLY.CAUC.ORH.
03320081450.          .SAMEB20BETWA.30E..SAXI.JUNI.ORH.
034210813100102434 4.8W38KASBE20WEIDE24S. .CARE.BUSC.ORHh
035210813350102633 4.8W25KASBE20WEIDE45N. .DAPH.GLOM.ORH.
036210813350102333 4.8W24KASBE20WEIDE45N. .DRYA.CAUC.ORH.
037210813350102539 4.8W32KASBE20FELS.35N. .KOBR.HUMI.ORH.
074250812300001739 4.8W..SAMEB26KOBRE.000..RHOD.CAUC.ORH.
075250813450001738 4.8W..SAMEB28KOBRE.15SE.ANTE.CAUC.ORH.
075250813450001738 4.8W..SAMEB28KOBRE.15SE.POLY.VIVI.ORH.
076250813450001738 4.8W::SAMEB28KOBRE.15SE.KOBR.CAUC.ORH.
========================================================
```